

Zur Kenntniss
der
Blütenentwicklung und des Gefässbündelverlaufs
der
Loasaceen.

Inaugural-Dissertation

verfasst und der

hohen philosophischen Facultät der Grossherzoglich Mecklenburgischen
Landes-Universität Rostock

zur Erlangung der Doctorwürde

vorgelegt

von

Rudolf Racine

aus Paderborn.

Rostock.

Carl Boldt'sche Hof-Buchdruckerei.

1889.

Referent: Prof. Dr. **Falkenberg.**

Seinen lieben Eltern

aus Dankbarkeit.

Einleitung.

Die mit Ausnahme von *Kissenia* dem tropischen und subtropischen Amerika angehörende Familie der Loasaceen umfasst eine Anzahl von Pflanzengattungen, welche besonders im Bau des Androeceums sehr erhebliche Verschiedenheiten aufweisen. L. de Jussieu¹⁾ war es, der im Jahre 1804 zuerst die Verwandtschaft von *Loasa* und *Mentzelia* erkannte und sie zu einer Familie vereinigte; auch A. P. de Candolle behielt dieselbe in seinem „*Prodromus*“ als selbstständige Ordnung (Ordo LXXXII) bei und fügte ihr noch die Genera *Blumenbachia*, *Klaprothia* und *Bartonia* hinzu. Seit dieser Zeit (1829) vergingen Jahrzehnte, ehe eine neue Monographie der gesamten Familie erschien; dafür finden sich zahlreiche Berichte morphologischen und systematischen Inhaltes in den verschiedensten botanischen Zeitschriften und Werken zerstreut, von denen Greinert²⁾ eine Zusammenstellung giebt, wodurch die Anzahl der Gattungen erheblich vermehrt und die der Arten auf etwa 100 gebracht wurde. Bentham und Hooker³⁾ geben zuerst wieder eine Gesamtdarstellung der Familie, und reihen ihr sogar noch eine neue Abteilung, die der Gronovieen, an, welche früher meist den Cucurbitaceen zugezählt worden war; vorher schon hatte Walpers⁴⁾ in seinem „*Repertorium*“ die Verwandtschaft derselben hervorgehoben und sie als

¹⁾ A. L. de Jussieu, *Mémoire sur le Loasa*. Paris 1804.

²⁾ M. Greinert, *Zur Kenntniss der morphologischen und anatomischen Verhältnisse der Loasaceen*. Inaug.-Dissert. Freiburg i. B. 1886.

³⁾ Bentham et Hooker, *Genera plantarum*. vol. I, pars III, pag. 802 ff.

⁴⁾ Walpers *Repertorium Botanices systematicae*. tom. II, pag. 227.

„Species Loaseis affines“ bezeichnet. Die genannten Autoren theilen die Familie in zehn Hauptgattungen, von denen fast alle noch in verschiedene Untergattungen zerfallen. In neuester Zeit hat Baillon ¹⁾ in seiner „Histoire des plantes“ die Familie beschrieben, ohne indessen etwas wesentlich neues zu bringen; er reduciert die Zahl der Gattungen sogar auf acht Genera, und knüpft daran die Bemerkung, dass es zwar leicht sei, dieselbe auf das Vierfache zu erhöhen, aber dass „quelque monographie sage et prudent nous épargnera ce malheur“. Eichler hat es zuerst versucht, den vielgestaltigen Blütenbau der Loasaceen auf einen Typus zurückzuführen. Die allgemeinen anatomischen Verhältnisse der Familie sind bisher nur von Greinert und zwar in oberflächlicher Weise studiert worden; entwicklungsgeschichtlich hat zuerst Payer, dann Molly, und ganz neuerdings Goebel die Familie untersucht. Die zuletzt genannten Autoren kommen jedoch zu so wesentlich von einander abweichenden Ansichten über die Entstehung des Androeceums bei den von ihnen studierten Arten, dass eine neue Untersuchung über die Entwicklung desselben wohl am Platze zu sein schien.

Andererseits ist die Familie durch die verschiedenartige Ausbildung der Blüte in so mannigfache verwandtschaftliche Beziehungen gebracht, dass auch von diesem Gesichtspunkte aus ein erneutes Studium wohl erwünscht war. De Candolle rechnete sie wegen der Anlage der Staubgefäße zu den Calycifloren, verwandt mit den Onagrariaceen und Portulaceen, und deutete schon ihre Verwandtschaft einerseits zu den Passifloren und Turneraceen, andererseits zu den Papaveraceen und Cucurbitaceen an. Nach Bentham und Hooker näherten sie sich den Begoniaceen, ferner den Cucurbitaceen und Dipsaceen. Eichler betrachtet die Loasaceen als Mittelform zwischen den Passifloren und Myrtifloren, mit Anklängen an Onagraceen, Lythraceen,

¹⁾ Baillon, Histoire des plantes. tom. 8, pag. 458 ff.

Homalieen und Myrtaceen, und endlich erwähnt Lindley ihre Verwandtschaft zu den Cacteen. Wie man sieht, giebt es kaum eine choripetale Familie mit unterständigem Fruchtknoten, zu der man nicht verwandtschaftliche Beziehungen aufzufinden geglaubt hat. Von Interesse schien es besonders, einen eventuellen Zusammenhang mit den Cucurbitaceen nachzuweisen, welche auch im Habitus manchen Loasaceen sehr ähneln, und denen ja die Gronovieen früher sogar zugerechnet wurden.

Die vorliegende Arbeit hatte daher einmal die Verfolgung des Gefäßbündelverlaufs, dann aber besonders das Studium der Blütengenesiſ zum Zweck, und ferner, auf Grund der anatomischen Verhältnisse vielleicht Anhaltspunkte sowohl für eine Verwandtschaft zwischen den beiden Familien aufzufinden, als auch eine Deutung des verschiedenartigen Baues der Androeceen bei den Loasaceen zu versuchen. Ich muss auf Grund meiner Untersuchungen gleich bemerken, dass aus dem anatomischen Bau keinerlei Schlüsse auf eine Verwandtschaft mit den Cucurbitaceen gezogen werden können, wie dies auch die sehr abweichende Blattstellung in den beiden Familien von vornherein unwahrscheinlich machte. Dagegen glaube ich bewiesen zu haben, dass die angeblich alternierende Blattstellung bei einigen Loasaceen auf eine verschoben opponierte und decussierte zurückzuführen ist.

Ich habe meine Untersuchungen im Frühjahr 1888 im botanischen Institute der Universität Rostock begonnen, und dieselben im Winter-Semester 1888—89 beendet. Mit Freuden erfülle ich die angenehme Pflicht, meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. P. Falkenberg, für die Überweisung des Themas und die mannigfache geistige Anregung, welche ich ihm verdanke, auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Gefässbündelverlauf.

Zur Untersuchung lagen mir elf Species vor, grössten Theils im hiesigen botanischen Garten cultiviert, welche, verschiedenen Gattungen der Familie der Loasaceen angehörend, theils opponierte und decussierte, teils spiralige Blattstellung haben: *Cajophora lateritia* Klotzsch, *Blumenbachia Hieronymi* Urb., *Loasa tricolor* Ker., *L. nitida* Lam., *L. vulcanica* André (*L. Wallisii* hort., *L. papaverifolia* H. B. K. var.), *L. hispida* L., *Scyphantus elegans* Don. (*Grammatocarpus volubilis* Presl.), *Eucnide bartonioides* Zucc. (*Microsperma bartonioides* Walp.), *Mentzelia* Lindleyi Torr. et Gr., *Bartonia Wrightii* A. Gray und *Gronovia scandens* L.

Mit Ausnahme von *Eucnide bartonioides* und *Scyphantus elegans* konnte ich die Entwicklung der Pflanzen von der Keimung an verfolgen, und richtete ich deshalb meine Aufmerksamkeit zunächst auf den Gefässbündelverlauf im hypo- und epicotylen Gliede des Keimlings, demnächst auf den Strangverlauf in den höheren Internodien der entwickelten Pflanze.

Was die Art und Weise der Untersuchung anbetrifft, so wurde die von Nägeli¹⁾ empfohlene Methode der successiven Querschnitte angewendet.

Der allgemeine anatomische Bau der Familie bietet wenig Interessantes, soweit das Untersuchungsmaterial ein Urtheil gestattet, und ist auch bereits früher, wie schon erwähnt, Gegenstand²⁾ der Bearbeitung gewesen. Immerhin ergeben

¹⁾ C. Nägeli, Beiträge zur wissenschaft. Botanik. Leipzig 1858—68.

²⁾ M. Greinert, Zur Kenntniss der morph. und anat. Verh. der Loasaceen. Inaug. Dissert. Freiburg 1886.

sich einige gemeinsame Charakteristika, und zwar neben dem geschlossenen Cambiumring und dem beschränkten Dickenwachstum — zunächst im Gegensatz zu den Cucurbitaceen — in der Zahl und dem Verlauf der Gefässbündel. Durch das interfasciculäre Cambium werden nur selten und in sehr beschränktem Masse secundäre Bündel angelegt; in der Regel findet nur eine Ausbildung parenchymatischer und collenchymatischer Elemente statt. Bei *Loasa* und den nächsten Gattungsverwandten verlaufen daher die einzelnen Fibrovasalstränge auch in älteren Stengeln isoliert; bei *Mentzelia* und *Gronovia* jedoch werden im Anschluss an die einzelnen Bündel auch Holzelemente und Gefässe in der Weise entwickelt, dass die Stränge nach den Seiten in die Breite wachsen, bis sie einander berühren. Es wird dadurch eine Verschmelzung der Bündel herbeigeführt, und ein geschlossener Holzcyylinder ausgebildet. Die ursprünglichen Stränge sind nur noch als in das Mark vorgewölbte Partien des Holzringes undeutlich charakterisiert.

Im Gegensatz zu den Cucurbitaceen ist auch der Bau der Gefässbündel, welche auf dem Querschnitt nur zu einem Kreise angeordnet sind, stets ein einfach collateral.

Der Verlauf der Stränge, ihr Ansatz im Blattknoten, und der Austritt in die Blätter bietet viel übereinstimmendes, trotzdem sogar in derselben Gattung, *Loasa* z. B., Arten mit opponierter und alternierender Blattstellung vorkommen. Die Anzahl der Bündel lässt sich überall auf die Zwölfzahl zurückführen, nur *Blumenbachia* und *Cajophora* weisen als jugendliche Pflanzen eine Ausnahme in der Zahl derselben auf, und bilden erst in der weiteren Entwicklung den zwölfzähligen Strangverlauf aus. In jeden Cotyledo treten zwei Blattspuren; die ungleichnamigen Spuren beider Keimblätter verschmelzen im hypocotylen Gliede, die rechte des einen mit der linken des andern, mit einander zu zwei breiten Bündeln, welche mit den Cotyledonen alternieren. In der Wurzel vereinigen sich die beiden Bündel zu einem diarchen Gefässbündelsystem; nur *Gronovia* zeigt einen

tetrarchen Bau desselben. Im epicotylen Gliede wird stets die Zwölfzahl der Stränge hergestellt, von denen je drei verschränktläufige in die Blätter treten. Eine Ausnahme machen wieder nur *Blumenbachia* und *Cajophora* in Bezug auf die ersten Blattpaare, welche einsträngige Blattspuren haben. Der Ansatz der Achselsprosse erfolgt an die zwischen den ausbiegenden Blattspursträngen verlaufenden beiden Bündel; ein eigentümliches, abweichendes Verhalten findet sich bei *Gronovia* und *Eucnide*.

***Blumenbachia Hieronymi* Urb.**

(Fig. I.)

Die Blattstellung von *Blumenbachia* und den vier folgenden Species ist eine streng opponierte und decussierte, und ebenso regelmässig ist der Verlauf der Spurstränge. Die Achselsprosse werden normal ohne Verwachsung mit dem Tragblatt entwickelt.

In jedes Keimblatt biegen zwei Stränge ein, welche sich jedoch im Blattstiel so dicht an einander legen, dass sie wie ein einheitliches Bündel erscheinen; je zwei ungleichnamige Spuren vereinigen sich im hypocotylen Gliede, sodass eine Gabelung derselben entsteht. Zwischen diese Gabelarme legen sich dann die kräftigen Stränge der Primordialblätter, an welche sich die der nächsten weiteren Laubblätter rittlings ansetzen, sodass in den folgenden Internodien vier Stränge vorhanden sind. Etwa mit dem Austritt der Blattspuren in das vierte Blatt findet dann eine Vermehrung der Stränge auf die normale Zwölfzahl statt, und in jedes Blatt biegen von nun ab drei verschränkte Spuren aus. Gleichzeitig tritt jedoch eine eigentümliche Aneinanderlegung und Vereintläufigkeit der normal zwei Internodien hindurch getrennt verlaufenden Stränge ein, wie es ähnlich, aber in geringerem Masse, nur noch bei *Loasa vulcanica* und *Gronovia scandens* vorkommt. Es scheint, als ob die Pflanze die Tendenz des vierzähligen Strangverlaufs auch noch nach der Vermehrung der Stränge

beibehalten wollte, und in der That zeigt der Stengel von Blumenbachia stets einen rhombischen Querschnitt, während die cylindrische Axe von Loasa zwölf Rippen, entsprechend den zwölf Gefässbündeln im Internodium, aufweist. Eine Folge der Vereintläufigkeit der Stränge ist ein anscheinendes Schwanken in ihrer Zahl im Internodium; auf dem Querschnitt finden sich je nach der Gegend des Internodium, der er entstammt, vier, acht oder zwölf Stränge. Ihr Verlauf und Ansatz geschieht in folgender Weise:

An die nach Austritt der letzten einsträngigen Blattspuren übrig bleibenden beiden Bündel, welche die Mediani des nächsten Blattpaares bilden, legen sich die Lateralstränge desselben an. Je zwei ungleichnamige, benachbart verlaufende Seitenstränge des nächst höheren Blattpaares treten darauf so nahe an einander, dass im unteren Theil des Internodium nur vier Stränge zu verlaufen scheinen. In einer etwas höheren Region setzen sich an diese Seitenstränge die Lateralbündel des nächst höheren Blattpaares an, und ziehen zwischen den verschränkt ausbiegenden Blattspuren aufwärts; es finden sich daher hier acht Stränge auf dem Querschnitt. Dicht unter dem Blattknoten treten erst die Lateralbündel, welche im untersten Internodiumtheil sich an einander gelegt hatten, wieder aus einander, um in die opponierten Blätter auszubiegen, und isolieren damit gleichzeitig die Medianstränge des nächsten Blattpaares, welche sich zwischen dieselben geschoben hatten und mit ihnen vereintläufig gewesen waren. Auf diese Weise kommt es, dass erst dicht unter dem Blattknoten der Querschnitt des Stengels die typischen zwölf Bündel des Strangverlaufs zeigt. In allen höheren Internodien wird dieses eigenthümliche Verhalten beibehalten.

Cajophora lateritia Klotzsch.

Der Verlauf und die Zahl der Gefässbündel ist in den ersten Internodien der jungen Pflanze ganz derselbe, wie bei Blumenbachia; nachdem jedoch die ersten Blätter nur

je einen Strang erhalten haben, tritt mit dem Erstarken der Pflanze im dritten oder vierten Blattknoten, ähnlich wie bei *Blumenbachia*, eine Vermehrung derselben ein, und die höheren Blätter erhalten von jetzt an drei Stränge. Nach dem Austritt der beiden Bündel, welche in das letzte einsträngige Blattpaar traten, legen sich an die zwei übrig bleibenden zunächst je zwei neue Stränge, und bilden die Lateralstränge des nächsten Blattpaares. Zwischen die benachbart verlaufenden Seitenstränge der beiden Blätter tritt der Medianstrang des nächst höheren Blattpaares, sich durch zwei Commissuren mit ihnen verbindend, ganz wie es im hypocotylen Gliede von *Loasa hispida* gefunden wurde, sodass der Verlauf der Stränge dort hier bei *Cajophora* in einem höheren Internodium wiederholt wird. In den höheren Internodien finden sich immer zwölf Stränge; der neue Medianstrang setzt sich rittlings an zwei Lateralstränge, die neuen Seitenstränge einfach an die Medianen des unteren Blattpaares. Der Strangverlauf geht mithin bei dieser Species relativ spät aus einem sehr einfachen Bau in den complicierteren typischen *Loasa hispida*-Bau über, ähnlich dem Verhalten in der Entwicklung des Strangsystems von *Blumenbachia*; eine Erscheinung, die meines Wissens noch nicht beobachtet worden ist.

***Scyphantus elegans* Don. (*Grammatocarpus volubilis* Presl.)**

Da mir, wie schon erwähnt, junge Pflanzen dieser Species nicht vorgelegen haben, konnte ich nur den Ansatz der Laubblattstränge beobachten. Der Medianus setzt sich auch hier rittlings an die Seitenstränge, die Seitenstränge einfach an die Medianstränge des nächst tieferen Blattpaares; vergl. *Loasa hispida*, *Loasa tricolor* etc.

***Loasa tricolor* Ker.**

(Fig. II.)

In die Gabelung, welche durch das Aneinandertreten je zweier Cotyledonarstränge im hypocotylen Gliede ge-

bildet wird, schiebt sich je ein mächtiger Strang, der Medianus der Primordialblätter, an welchen sich im epicotylen Gliede die Lateralstränge derselben legen. Mit diesen Seitensträngen der Primärblätter verschmelzen die sechs Spurstränge des nächsten Blattpaares, indem sich an die vier Lateralbündel abwechselnd zwei oder ein neuer Strang ansetzt. In den höheren Knoten legt sich der Medianus selbst wieder gabelförmig an die Seitenstränge, diese einfach an die Medianstränge an.

***Loasa nitida* Lam.**

(Fig. III.)

Der Ansatz je eines starken Stranges an die Bündel des hypocotylen Gliedes erfolgt hier in derselben Weise wie vorher. An ihn, den Medianus der Primordialblätter, legen sich die Lateralstränge derselben, jedoch nicht wie im vorhergehenden Falle, indem sie einfach mit ihm verschmelzen, sondern je zwei benachbarte ungleichnamige Lateralstränge der beiden Blätter treten zunächst zu einem Strang zusammen, und stellen dann die Verbindung mit den Mediansträngen durch zwei Commissuren her. Die Mediani des nächsten Blattpaares legen sich zwischen die zusammentretenden Lateralstränge der Primordialblätter, während sich die neuen Seitenstränge einfach an dieselben ansetzen. In den folgenden Knoten verbinden sich alle Stränge gabelförmig mit den tieferen.

Es mag noch bemerkt werden, dass viele Systematiker *L. tricolor* für eine Varietät von *L. nitida* halten; wenn auch der Habitus der beiden Species viel Ähnlichkeit hat, sind doch die Unterschiede im Strangverlauf wohl gross genug, um die Selbstständigkeit der Art zu rechtfertigen, umsomehr, als andere Species, die grössere morphologische Unterschiede aufweisen, im Ansatz der Gefässbündel so ausserordentlich übereinstimmen; cfr. *L. hispida*, *L. tricolor* und *Scyphantus elegans*.

Wie die Untersuchung lehrt, zeigt der Spurstrangverlauf dieser nah verwandten Gattungen und Arten grosse Übereinstimmung; er entspricht etwa dem Fall 19 des normalen Dicotyledonen-Typus bei De Bary.¹⁾ Alle Stränge durchlaufen zwei Internodien, und der Ansatz der neuen erfolgt stets im Blattknoten. Die bedeutendsten Abweichungen weist noch das epicotyle Glied auf.

Loasa vulcanica André (L. Wallisii hort, L. papaverifolia H. B. K. var.)
(Fig. IV.)

Loasa vulcanica und die folgende *L. hispida* stellen ältere²⁾ und neuere³⁾ Systematiker in die Gruppe der Gattung *Loasa* mit alternierenden Blättern. Wie die Verhältnisse bei den übrigen dort aufgeführten Species liegen, entzieht sich meiner Beurteilung, möglicher Weise verhalten sie sich jedoch ähnlich wie die beiden von mir untersuchten. Bei jungen Pflanzen beider Arten machte ich nun die auffallende Beobachtung, dass sie entgegen den Angaben eine regelmässig opponierte und decussierte Blattstellung zeigen; erst im Verlauf der weiteren Entwicklung tritt eine Änderung derselben ein. Die Insertion der Blätter ist nicht mehr eine opponierte, sondern das ursprünglich zusammengehörende Blattpaar ist ziemlich weit auseinander gerückt mit der Divergenz $\frac{1}{2}$ zu einander, zugleich knickt bei *L. vulcanica* der Stengel im Winkel von etwa 20° um, sodass es zunächst erscheint, als ob die Achse und der Blattstiel mit einander verwachsen wären, und die erstere dabei der Richtung des Blattstiels folgte. Beim nächsten Blatt tritt dieselbe Erscheinung ein, und die Achse neigt sich nach der entgegengesetzten Seite; der Stengel wird dadurch zickzackförmig hin und her gebogen. Im Verlauf des weiteren

¹⁾ De Bary, Vergleichende Anatomie. pag. 253.

²⁾ De Candolle, Prodrömus. vol. III. pag. 341.

Walpers, Repertorium II. pag. 227.

Wachstums streckt sich die Achse zwar wieder, gleichzeitig findet jedoch noch eine schwache Drehung derselben statt, wodurch die ursprüngliche Blatinserction ganz verwischt wird und die Blätter, welche jedoch noch immer in ihrer decussierten Stellung zu verharren suchen, zerstreut am Stengel zu stehen scheinen. Die Entwicklung von Achselsprossen ist eine kräftige; sie sind am Grunde mit dem Stiele ihres Tragblattes verwachsen.

Die Anordnung der Bündel auf dem Querschnitt, der Neuansatz der Stränge und ihr Verlauf ist, so lange die Blätter regelmässig opponiert und decussiert sind, ganz typisch der folgende: In jeden Cotyledo treten zwei Stränge, welche sich im hypocotylen Gliede in der bekannten Weise zu zwei Bündeln vereinigen. Während sich aber bei den früher untersuchten Arten zwischen zwei mit einander verschmelzenden Strängen ein einheitlicher Strang einfach hineinschob, geschieht der Ansatz hier in der Weise, dass sich an den einen Arm der hypocotylen Bündel je ein neuer Strang, an den andern je zwei ansetzen; es sind dies die Spurstränge der Primordialblätter. Im epicotylen Gliede legen sich an die Lateralstränge derselben die Medianstränge des nächsten Blattpaares rittlings, die Seitenstränge einfach an, wie dies auch sonst meist der Fall war. Im nächsten Internodium finden sich dann auffallender Weise nur acht Spurstränge. Diese Abweichung vom Typus kommt dadurch zu stande, dass sich ähnlich wie bei *Blumenbachia* die vier seitlichen Blattspurstränge des nächsten Blattpaares über dem Primärblattknoten zu zweien dicht an einander legen, und der neue Medianus sich zwischen dieselben klemmt. Dicht unter dem Knoten legen sich die neuen Lateralstränge einfach an die älteren Medianstränge; im ganzen sind somit im zweiten Internodium scheinbar acht Bündel vorhanden.

Während der Spurstrangverlauf mehrere Internodien hindurch bei streng opponierter und decussierter Blatt-

stellung in dieser Weise beibehalten wird, tritt dann plötzlich gleichzeitig mit der veränderten Blattstellung eine Störung desselben ein. Zunächst lehrt die anatomische Untersuchung, dass eine Verwachsung der Axe mit dem Blattstiel nicht eintritt, wie es äusserlich den Anschein hatte; der Gefässbündelverlauf erfährt jedoch eine Umwandlung einerseits insofern, als die Spurstränge des zweiten Blattes desselben Blattpaares nicht in der Höhe des ersten aus dem Gefässbündelring austreten; andererseits wird die Anzahl der Bündel eine schwankende, wenn sie auch nie mehr als 13 bis 14 beträgt, und der Ansatz neuer Stränge erfolgt nicht allein im Blattknoten, sondern auch im Internodium. Der Querschnitt des Stengels zeigt eine einseitige Vermehrung der Stränge in dem Teile des Gefässbündelringes, aus welchem die Spurstränge des ersten nicht mehr opponierten Blattes ausgebogen sind, wobei die neuen einfach oder durch zwei Commissuren mit den älteren verschmelzen, und eine bestimmte Norm nicht mehr nachweisbar ist. Die Zahl der Internodien, welche ein Strang durchläuft, ist ebenfalls eine unbestimmte geworden, obschon die Regel, ihr getrenntläufiges Durchziehen zweier Internodien, meist beibehalten wird.

Ebensowenig als sich die Blattstellung äusserlich auf eine spiralgige Anordnung zurückführen lässt, sondern auf opponierte und decussierte, welche durch Verschiebung der Insertionsebene der Blätter verändert worden ist, entspricht der Blattspurverlauf einer solchen; der Strangverlauf ist der von opponierten und decussierten Blättern, welcher durch Auseinanderrücken der Glieder eines Blattpaares gestört ist. Hand in Hand mit der äusseren Verschiebung der Blätter geht eine solche des Ansatzes der Spurstränge, Unregelmässigkeit in der Art und Weise ihres Ansatzes im Knoten, und ein Schwanken in ihrer Zahl. Erwähnt mag noch werden, dass die ursprüngliche Regel des Ansatzes des Medianus, Zwischenlegen zwischen zwei genäherte Lateralstränge, zuweilen erhalten geblieben ist.

Loasa vulcanica zeigt im übrigen noch eine echte Verwachsung des Blattstieles mit dem Achselspross; die drei Blattstränge laufen neben dem Bündelkreis des letzteren her, welcher sich normal an die beiden Stränge, die zwischen den austretenden verlaufen, ansetzt.

***Loasa hispida* L.**

(Fig. V.)

Das Verhalten dieser Species ist ganz analog dem der eben beschriebenen. Nach der strengen Regelmässigkeit der Blattstellung und des Verlaufs der Spurstränge in den ersten 3 bis 4 Internodien findet eine ähnliche Verschiebung der Blätter gegen einander mit gleichzeitiger Unregelmässigkeit im Verlauf und Ansatz der Stränge statt; zuerst ist er typisch folgender: Die beiden Bündel des hypocotylen Gliedes gabeln sich und die Mediani der Primordialblätter legen sich zwischen dieselben, die Seitenstränge jener setzen sich einfach an jeden Gabelast an. Mit diesen sechs Strängen vereinigen sich im epicotylen Gliede die neuen in der Weise, dass sich der neue Medianstrang rittlings, die andern einfach mit den Seitenbündeln der Primärblätter verbinden.

In den höheren Internodien setzt sich wie bei *L. tricolor* der neue Medianus rittlings an die Seitenstränge, die neuen Lateralstränge einfach an den Medianstrang des nächst tieferen Blattpaares an. Mit Eintritt der Verschiebung der Blattstellung geht dann die Regelmässigkeit des Blattspurstrangverlaufes verloren; häufig finden sich schon im hypo- und epicotylen Gliede Abweichungen des beschriebenen Typus in der Weise, dass die beiden Hälften des Gefässbündelringes im Ansatz neuer Stränge ein ungleiches Verhalten zeigen und eine gegen die andere begünstigt wird. Die gleichmässige Vertheilung der Bündel auf dem Querschnitt wird dann dadurch herbeigeführt, dass die Stränge sich der andern Seite nähern; sie durchziehen die Internodien nicht senkrecht, sondern in spiraliger Richtung.

Einen ähnlichen Fall der Änderung der Blattstellung, wie sie bei den beschriebenen beiden *Loasa*-Species, und in geringerem Masse bei *Mentzelia* und *Gronovia* eintritt, erwähnt Sachs¹⁾ bei *Aloë serra* und verwandten *Aloë*-Arten. Die ersten sechs Blätter sind bei ihnen zweireihig alternierend mit der Divergenz $\frac{1}{2}$, das siebente stellt sich zwischen das 5. und 6., statt über das 5., das achte zeigt zum 7. wieder die Divergenz $\frac{1}{2}$ u. s. f. Noch ganz unter dem Einfluss der Spiraltheorie construirt er zur Erklärung zwei Spiralen, und erwähnt zum Schluss, dass „auf den ersten Blick solche Stellungsverhältnisse wie zweizeilige erscheinen, die durch Drehung des Stammes verändert worden sind.“ Die letztere Ansicht ist auch wahrscheinlich die richtige. Ähnlich liegt der Fall auch bei den hier untersuchten *Loasaceen*, nur dass hier noch unsymmetrische Anordnung der Stränge und Auseinanderrücken der beiden Glieder eines Wirtels hinzukommt, und zur Erklärung der Erscheinung mit herangezogen werden muss.

***Eucnide bartonioides* Zucc. (*Microsperma bartonioides* Walp.)**

Es lagen mir als Untersuchungsmaterial nur blühende Zweige der Pflanze vor, ausgezeichnet durch die eigenthümliche Regellosigkeit der Blattstellung, welche als alternierend oder unregelmässig opponiert angegeben wird²⁾, jedoch als eine verschoben opponierte und decussierte gedeutet werden muss. Diese Anordnung der Blätter wird noch mehr verwischt durch das Heraufrücken der Tragblätter auf den dazu gehörigen Achselspross, und die starke Entwicklung der letzteren in den höheren Verzweigungen, von der noch weiter unten die Rede sein wird. Die Zahl der Gefässbündel beträgt in den tiefsten Internodien junger Achselsprosse 12, in den höheren 16

¹⁾ Sachs, Lehrbuch der Botanik. 1874. pag. 197.

²⁾ Walpers, Repertor. tom. V. pag. 777.

bis 18. Drei verschränkte Bündel treten in die Blätter, die Erneuerung der Spurstränge erfolgt durch Ansatz an die zwischen den verschränkt austretenden liegenden beiden mit Zuhilfenahme der im Gefässbündelring verbleibenden seitlichen Nachbarbündel; gleichzeitig findet eine ungleichmässige Vermehrung derselben in den beiden Quadranten des Bündelringes statt, an welchen das nächste Blattpaar inseriert ist, in der Weise, dass sich in dem einen Kreisabschnitt zwei Stränge an den Medianus derselben, in dem andern sechs bis acht ansetzen. Es entspricht das der Erscheinung, dass die beiden Blätter desselben Blattpaares nicht genau opponiert stehen; ihre Divergenz ist $\frac{1}{3}$. Das nächste Blattpaar steht etwa decussiert zum vorhergehenden mit derselben Abweichung der beiden Blätter gegen einander.

Die Achselsprosse setzen sich in den unteren Theilen des Verzweigungssystemes normal in der sonst beobachteten Weise an, kommen jedoch meist nicht zur weiteren Ausbildung. In den oberen Theilen ist jedoch ihre Entwicklung eine so starke, dass der Bündelansatz des Achselsprosses sich dieser mächtigen Entwicklung angepasst hat, und in ganz anderer Weise als sonst erfolgt. Der Kreis der Spurstränge spaltet sich einfach in zwei Halbkreise, welche sich durch Aneinanderrücken der Bündel wieder schliessen; der eine der so neu gebildeten Kreise zieht in der eigentlichen Achse weiter, der andere tritt in den Achselspross. Von dem letzteren zweigen sich dann erst später die drei Spurstränge des Tragblattes ab, welches sich sonach auch anatomisch ganz wie ein zum Achselspross gehörendes Laubblatt verhält. Die Anlage des Sprosses muss mithin schon an der Vegetationsspitze eine so kräftige sein, respective muss der Achselspross schon zu einem sehr frühen Zeitpunkte dem zugehörigen Tragblatte in der Entwicklung derartig vorausseilen, dass er nicht allein dasselbe durch sein Wachsthum mit sich hinauf nimmt, sondern auch einen grossen Theil der vorhandenen Gefäss-

bündel für sich verbraucht. Die Gefässbündel der Achselstränge erscheinen hier nicht mehr als secundäre Bildungen, welche sich nachträglich an das fertige Skelett des Hauptsprosses ansetzen, sondern verlaufen gleichaltrig mit den Strängen des Hauptsprosses selbstständig abwärts. Ein ähnliches Verhalten der Achselspresse zeigt *Gronovia scandens*.

Mentzelia Lindleyi T. et Gr. (*Bartonia aurea* Lindl.)

Diese und die beiden folgenden Gattungen haben eine reine $\frac{2}{5}$ -Blattstellung, nur das den Cotyledonen folgende Primärblattpaar steht noch opponiert und decussiert zu denselben. Die nächsten beiden Blätter sind zwar noch decussiert zu den vorhergehenden, aber die beiden Glieder des Wirtels sind schon beträchtlich aus einander geschoben; mit dem dritten Blattpaar etwa beginnt die spiralgige Blattinsertion. Erschwert wird die Verfolgung des Strangverlaufs bei ihnen durch die starke Ausbildung verholzter Elemente; wie schon früher erwähnt, ist bald ein geschlossener Holzcylinder vorhanden, und gesonderte Stränge sind nicht mehr zu unterscheiden.

Auch bei *Mentzelia* treten in jeden Cotyledon zwei Bündel, von denen sich die ungleichnamigen vereinigen und als zwei Fibrovasalstranggruppen im hypocotylen Gliede abwärts ziehen. Zwischen je zwei der sich vereinigenden Stränge schiebt sich der Medianus der Primordialblätter, an die sich im epicotylen Gliede die Lateralstränge derselben mit den Spursträngen der höheren Blätter in ähnlicher Weise ansetzen, wie es bei *Loasa hispida* beobachtet wurde. In jedes Primordialblatt treten drei verschränktläufige Bündel; der Neuansatz erfolgt in erster Linie an die zwischen den ausbiegenden liegenden beiden Strängen mit Anastomosenbildung an die benachbarten, jedoch nicht gleichmässig auf beiden Seiten, sondern eine ist gegen die andere begünstigt; auf ihr setzen sich acht, auf der andern nur sechs Stränge an. Das dritte Blatt-

paar ist, wie oben beschrieben, schon nicht mehr opponiert; an das eine der zwischen den ausbiegenden Spursträngen verlaufende Bündel setzt sich nur ein neues, an das andere drei Bündel an, welche sich theils einfach, theils noch durch Commissuren an die Nachbarstränge lehnen. In den höheren Internodien finden sich etwa 15 bis 18 Stränge auf dem Querschnitt; meist durchlaufen je drei fünf Internodien, um dann verschränkt in die Blätter auszubiegen.

***Bartonia Wrightii* A. Gray.**

Die Art und Weise des Spurstrangverlaufes ist hier eine ganz ähnliche, wie bei der vorhergehenden Gattung; auch hier setzen sich die neuen Stränge vorwiegend an die zwischen den austretenden Blattspursträngen liegenden, dann an die daneben verlaufenden Nachbarbündel an; sie durchziehen fünf Internodien.

***Gronovia scandens* L.**

(Fig. VI.)

Die Fibrovasalstränge des hypocotylen Gliedes, deren Austritt in die Keimblätter in der stets beobachteten Weise erfolgt, vereinigen sich bei *Gronovia* als Ausnahme von der bisherigen Regel in der Wurzel zu einem tetrarchen Gefässbündelsystem. Der Ansatz der Medianstränge der Primordialblätter an die Bündel des hypocotylen Gliedes geschieht in der typischen Art, indem sich dieselben zwischen die ungleichnamigen Blattspuren der Cotyledonen schieben und mit ihnen verschmelzen; die Lateralstränge legen sich an den Medianus der Primärblätter. Die Seitenstränge des nächsten Blattpaares, dessen Glieder nicht mehr opponiert, aber noch etwa decussiert zum zweiten stehen, legen sich schon im hypocotylen Gliede einfach an die Lateralstränge der Primordialblätter, während seine Medianstränge sich erst im epicotylen Gliede rittlings mit denselben durch zwei Commissuren verbinden, sodass hier die typische Zwölfzahl der Blattspuren wieder

hergestellt ist. Auch im zweiten Internodium ist sie noch erhalten; alle neuen Stränge legen sich einfach an die älteren, und treten mit den Seitenbündeln des nächsten Blattes zu fast einheitlichen Strängen zusammen, um sich aber im nächsten Blattknoten wieder zu trennen. In den höheren Knoten sind die bevorzugten Bündel für den Ansatz der neuen Stränge nicht mehr die zwischen den verschränktläufigen Blattspuren ziehenden, sondern die seitlich benachbarten, während an die beiden ersteren nur noch die Bündel der Achselsprosse sich ansetzen. Eine nochmalige Änderung des Strangverlaufs tritt ein, wenn der ursprünglich terminale Blütenstand durch den kräftig entwickelten Achselspross so zur Seite gedrängt wird, dass der letztere scheinbar die Hauptachse bildet, und die ursprünglich terminale Inflorescenz zu einer sog. Inflorescentia oppositifolia wird, was schon Wydler¹⁾ beobachtet hat. Ganz analog *Eucnide* spaltet sich dann der Bündelkreis in zwei Halbkreise, die sich durch Aneinanderrücken der Stränge schliessen, nur mit dem Unterschiede hier, dass gleichzeitig mit der Theilung des Gefässbündelringes auch die drei Spurstränge des Tragblattes austreten, um neben den Strängen des Achselsprosses selbstständig zu verlaufen, während dieselben bei der zuerst beschriebenen *Eucnide* sich an die Bündel des Achselsprosses ganz wie die eines ihm angehörenden Laubblattes ansetzen.

Blütenentwicklung.

Die Entwicklungsgeschichte des Blütenbaues der Loasaceen ist zuerst von Payer²⁾ studiert worden, und zwar an den Blütenknospen von *Cajophora* und *Bartonia*, in neuerer Zeit von Molly³⁾, welcher die thatsächlichen Angaben Payer's im Ganzen zwar bestätigte, aber doch zu andern Ansichten über den Bauplan des Androeceum gelangte. Auch Eichler⁴⁾, dem die Arbeit Molly's unbekannt geblieben war, sprach von rein theoretischen Erwägungen ausgehend Zweifel an der Richtigkeit von Payer's Beobachtungen aus. Nach seiner Ansicht lassen sich die Abänderungen im Androeceum am einfachsten aus dem diplostemonischen Blütenbau erklären, und auf Grund dieser Erscheinungen giebt er der Familie folgende Eintheilung:

- a) Staubgefäße den Petalen gleichzählend und alternierend: *Gronovia*, *Cevallia*, *Petalonyx*.
- b) Staubgefäße doppelt soviel als Kronblätter, zur Hälfte ihnen abwechselnd, zur Hälfte opponiert; letztere etwas kürzer: *Acrolasia*.
- c) Je 1, 2 oder 3 fruchtbare Stamina vor den Kronblättern, damit alternierend einfache oder 2 bis 3spaltige Staminodien: *Sclerothrix*.
- d) Je 4 fruchtbare Stamina epipetal, damit alternierend je 5—6 Staminodien: *Klaprothia*.

¹⁾ H. Wydler in Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Botanik. tom. XI, pag. 350.

²⁾ Payer, *Organogénie végétale comparée*. pag. 390 ff., pl. 84 u. 85.

³⁾ Molly, *Blütenentwicklung der Hypericineen u. Loasaceen*. Inaug.-Dissert. Bonn 1875.

⁴⁾ Eichler, *Blütendiagramme*. Theil II. 1878. pag. 448.

- e) Vor den Kronblättern vielgliedrige Bündel fruchtbarer Staubgefäße, damit alternierend je eine 2—3 spitzige, concave Schuppe (Nectarium) und über derselben je zwei, seltener 3—4 kräftige, pfriemliche, unten mit einem Dorsalsporn versehene Staminodien: *Loasa*, *Blumenbachia*, *Cajophora*, *Grammatocarpus* (*Scyphanthus*).
- f) Zahlreiche Staubgefäße, gleichmässig in der Peripherie vertheilt oder nur die inneren zu epipetalen Bündeln gruppiert; keine Staminodien: *Mentzelia*.
- g) Wie f, aber alternierend mit den Kronblättern je ein diesen gleichgestelltes Staminodium: *Bartonia*.

Mit dieser Eintheilung der Familie, wie sie Eichler theoretisch gefunden hat, stimmen die Resultate meiner Untersuchungen gut überein, wie gleich vorweg bemerkt sein mag. Ich fand bei der Gattung *Loasa* und den nächsten Verwandten, dass das Androeceum durch Verzweigung zweier Primordienwirtel, eines episepalen und eines epipetalen gebildet wird. —

In neuester Zeit hat Göbel¹⁾ die Entwicklung der Loasaceenblüte verfolgt, und die Entstehung der Staubgefäße bei derselben als Beweis für seine Theorie über die Verzweigung von Staubgefäßen herangezogen. Ein erneutes Studium der Genesis der Blüte, welches möglichst viel verschiedene Species zu umfassen hätte, war daher wohl erwünscht, und dürften die folgenden Untersuchungen deshalb vielleicht einiges Interesse finden.

Bezüglich der Methode, welche ich bei der Untersuchung zur Anwendung brachte, bemerke ich, dass es mir nicht gelingen wollte, die Blütenknospen nach Molly's Angabe²⁾ durch Erwärmen mit verdünnter Kalilauge, der noch Natriumthiosulfat und Ammoniak zugesetzt ist, soweit

¹⁾ Göbel, Über die Anordnung der Staubgefäße in einigen Blüten. Botan. Zeitg. 1882 Nr. 22—25.

²⁾ Molly, l. c. pag. 11.

aufzuhellen, dass sie ohne weitere Präparierung direkt mikroskopisch untersucht werden konnten. Seine Erklärung, die er dabei bezüglich der Wirkung des unterschweflig-sauren Natrons giebt, ist auch insofern nicht zutreffend, als die Alkalität der Lösung das Freiwerden von schwefliger Säure und damit ein Bleichen der Gewebe verhindert. — Schon im frühesten Stadium der Entwicklung der Stamina sind die Kelchblätter zu weit ausgebildet und zu dicht behaart, als dass ein deutlicher Einblick in die Knospe möglich wäre. — Ich präparierte deshalb wenigstens die Sepala, wenn nöthig auch die Petala, unter dem Simplex ab und beobachtete die entblätterte Knospe in Glycerin mit der Vorsicht, dass möglichst wenig von dem aufhellenden Medium auf dem Objektträger war, weil die flachen Höckerchen der jungen Blüthentheile häufig durch die Flüssigkeit völlig unsichtbar werden. Ferner nahm ich Rücksicht auf den Gefässbündelverlauf in der fertigen Blüte; wenn derselbe auch nicht beweisend für die ontogenetische Entwicklung der Blüte ist, da die Fibrovasalstränge ja secundär angelegt werden, so giebt er doch zuweilen Anhaltspunkte für die Phylogenesis derselben, wie es z. B. Darwin und van Tieghem für die Orchideenblüte¹⁾ nachgewiesen haben. — Von den sämtlichen im vorhergehenden Abschnitt besprochenen Species konnte ich die Blütenentwicklung untersuchen.

Zunächst habe ich die Blütenentwicklung von *Cajophora*, über welche abweichende Angaben Molly's und Payer's vorliegen, einer erneuten Untersuchung unterzogen. Ich fand den Vorgang folgendermassen, und beziehe ich mich im wesentlichen auf die Abbildungen Payer's, welche nur einer kleinen noch später zu erwähnenden Abänderung bedürften: An dem halbkugelig gewölbten Receptaculum entstehen zuerst die Kelchblätter, dann mit ihnen alternierend die Blumenblätter; darauf treten zuerst, alter-

¹⁾ Eichler, Blütendiagramme I. Theil 1875 pag. 184.

nierend mit den Blumenblättern, fünf flache Hervorragungen auf, die sich in der Weise weiter entwickeln, dass sich zwei Wülste an den Seiten einer jeden erheben, welche mit der Spitze einander zugeneigt und von dem Scheitel der Blütenknospe nach der Basis hin herablaufend, Ähnlichkeit mit Hufeisen haben. Aus diesen fünf hufeisenförmigen Primordien entwickelt sich centrifugal durch Verzweigung nur der äussere, sterile Staminalkreis, aus Staminiodien und Nectarium bestehend, der Art, dass zuerst die Staminiodien aus den Spitzen der wulstartigen Höcker hervorsprossen; aus ihrer unteren Hälfte differenzieren sich zwei neue Höcker, und gleichzeitig tritt zwischen denselben ein dritter heraus, welche mit einander verwachsend das Nectarium bilden. Im Verlauf der weiteren Entwicklung rücken jetzt die fünf Primordien, die sich anfangs fast seitlich berührten, aus einander, und gleichzeitig wachsen zwischen ihnen die fünf inneren hervor, welche nicht das Aussehen halbkugeligter Protuberanzen wie die zuerst auftretenden äusseren haben, sondern gleich von Anfang an durch eine radiale Furche in zwei Hälften getheilt, eher zwei neben einander liegenden flachen Wülsten gleichen, deren Abgrenzung gegen den äusseren Kreis in Folge des Platzmangels und ihres energischen Wachstums allerdings nicht sehr deutlich ist. — Der innere Kreis überholt nun sehr bald den zuerst angelegten äusseren im Wachsthum; er drängt denselben geradezu zur Seite und verzweigt sich reichlich centrifugal, indem er anfänglich noch die primäre Furchung erkennen lässt. Die weitere Entwicklung der Blüte vollzieht sich auf Grund dieser gegebenen Anlage in regelmässiger Weise und bietet weiter nichts bemerkenswerthes.

Payer¹⁾ hat ebenfalls, wie vorhin erwähnt, die Entwicklung der Blüte von *Cajophora* studiert, und er schildert

¹⁾ Payer, Organogénie, cfr. pl. 84.

dieselbe (in der Übersetzung) wie folgt: „Das Receptaculum bietet den Anblick eines Hügels, auf dessen Scheitel sich eine kraterförmige Vertiefung befindet; an seinem Fusse entstehen, mit den Kelchblättern alternierend, simultan fünf Blumenblätter. Über den Sepalis sprossen darauf fünf Protuberanzen hervor, die von dem Gipfel des Hügels nach seinem Fusse herablaufend, ihn in fünf mit den Blumenblättern alternierende Partien theilen. Dieselben nehmen bald die Form von fünf Hufeisen an, dessen Krümmung nach oben liegt, und dessen Arme nach der Basis hin verlaufen. Auf diesen „Hufeisen“ entstehen sowohl Stamina als auch Staminodien, indem die ersten auf der Krümmung angelegt werden, die später entstehenden auf den Armen desselben. Zuerst sieht man auf der Krümmung zwei kleine Höcker herauswachsen, die Rudimente der inneren, fadenförmigen Staminodien. Die drei andern Staminodien zeigen sich gleich darauf; zuerst das innere, welches zwischen den Armen des Hufeisens steht, die beiden seitlichen auf den Armen selbst. Die beiden inneren Staminodien bleiben stets frei, nur wächst kurz vor dem Entfalten der Blüte an ihrer Basis auf der äusseren Seite eine Art Sporn heraus; die drei äusseren dagegen sind durch eine feste Haut verbunden, und haben das Aussehen einer dreizähligen Schuppe. Was die Stamina anbetrifft, so entstehen sie centrifugal auf den Armen der Hufeisen über den Staminodien, die ältesten stehen der Krümmung zunächst. Da die fünf Hufeisen dicht beieinander stehen, so berühren sich die Arme von je zweien derselben. Während längerer Zeit unterscheidet man sehr genau diejenigen Stamina, welche einem jeden der beiden benachbarten Arme angehören; im Verlauf der weiteren Entwicklung ist jedoch dieser Unterschied nicht mehr wahrnehmbar, und man hat dann fünf den Petalis superponierte Gruppen von Staubgefässen und fünf mit ihnen alternierende von Staminodien. Die Stamina von *Cajophora* entstehen also in fünf Gruppen, welche den

Kelchblättern superponiert sind, aber in jeder bildet sich eine gewisse Anzahl zu Staminodien aus. Es ist dies ein ähnlicher Fall, wie ich ihn bei einigen Lindenarten aus-einandergesetzt habe.“

Nach Payer's Darstellung entsteht also das ganze Androeceum aus fünf Primordien, welche mit den Blumenblättern alternieren. Je zwei benachbarte verwachsen und bilden die fünf fertilen Staubgefässbündel, während die Staminodien die ältesten Verzweigungen der Phyllome repräsentieren. Zur Bildung des Nectarium wird dann noch ein selbstständig hervorspriessender Höcker herangezogen, welcher schliesslich als ein besonderes Primordium betrachtet werden müsste.

Der Bau der fertigen Blüte lässt eine derartige Entstehung wenig wahrscheinlich erscheinen; die Stamina bilden fünf geschlossene Gruppen und ebenso Staminodien und Nectarium, von einem Zusammenhange derselben ist nichts zu sehen. Es müsste also neben der seitlichen Verwachsung je zweier Primordien noch eine Spaltung eines jeden angenommen werden, der Art, dass die sterilen Stamina vollständig aus dem Verbande der fertilen herausgesprengt würden. Payer hat bei der Beobachtung den Fehler gemacht, das erste Auftreten der fertilen Stamina zu übersehen resp. falsch zu deuten. Sie entstehen nicht, wie er angiebt, aus den Armen der hufeisenförmigen Primordien des sterilen Kreises, sondern wachsen zwischen denselben hervor; die Abgrenzung der beiden Kreise wird aus den schon vorhin angegebenen Ursachen des anfänglichen Platzmangels und des lebhaften Wachstums des fertilen Kreises allerdings verwischt. Die Figuren 5 und 6 der Payer'schen Tafeln bedürfen daher bezüglich dieses Punktes einer kleinen Abänderung, während ich die übrigen völlig in Übereinstimmung mit meinen Beobachtungen fand. Die anfängliche Zweitheilung der Primordien des fertilen Kreises hat Payer dann verleitet, diese Furchen, die erste Andeutung der beginnenden Verzweigung, für Verwachsungs-

linien je zweier benachbarten Primordien zu halten. — Auch Molly kommt auf Grund seiner Untersuchung zu wesentlich anderen Resultaten, welche sich mit Eichler's abstrakt gewonnener Ansicht und meinen Beobachtungen thatsächlich decken. Er schildert die Blütenentwicklung in folgender Weise¹⁾:

„Nach der Anlage der fünf Kelchblätter beginnt die Achse sich zwischen diesen sehr stark nach aussen zu dehnen, und an diesen Stellen werden zu gleicher Zeit die fünf Kronblätter angelegt. In der Oberansicht bietet der Vegetationskegel zu dieser Zeit das Ansehen eines fünfstrahligen Sterns, in dessen einspringenden Ecken die Kelchblätter und an dessen Spitzen die Kronblätter stehen. Fast gleichzeitig mit dem Auftreten der letzteren vertieft sich die Spitze des Kegels und es werden den Kelchblättern superponiert fünf schwache Protuberanzen sichtbar. Es sind dies die Primordien der Staminodien. Aus diesen treten schon gleich nach der Anlage nach oben hin zwei Höcker heraus, die von Anfang an grösser als alle später entstehenden sind, und diese Grösse beibehaltend zu den beiden inneren langen Staminodien auswachsen. Bald nach ihnen treten dicht darunter die drei äusseren Staminodien auf in der Art, dass das mittlere zwischen die beiden inneren und die beiden andern je rechts und links von ihnen zu stehen kommen. Gleichzeitig mit dem Auftreten derselben sehen wir die vorspringenden Ecken des Vegetationskegels über den Blumenblättern sich radial furchen, wodurch das Ganze bei der ziemlich tiefen Einsenkung zwischen den Theilen des Blütenbodens, welche die Blumenblätter tragen, allerdings das Aussehen eines Hufeisens erhält, dessen Krümmung durch die Staminodien und dessen Arme durch die fertilen Staubblätter gebildet werden. Es ist hierbei nur das zu berücksichtigen, dass in Wahrheit der Theil der Achse, an dem die Arme des

¹⁾ Molly l. c. pag. 22 ff.

Hufeisens sitzen, höher liegt als der, an dem die Krümmung liegt. Ferner sind die drei Theile des Hufeisens nicht Theile eines Primordiums, sondern sie gehören drei verschiedenen Primordien an. Nehmen wir, was das natürlichste ist, die beiden Höcker, aus denen später die fertilen Staubgefässe entstehen, als ein Primordium an, welches schon in der Anlage eine Neigung zur Verzweigung besitzt, so haben wir in der Entwicklung dieser Staubfäden eine merkwürdige Übereinstimmung mit der Entwicklung der Staubfäden bei den Hypericineen. Beide zeigen allerdings darin wieder eine grosse Verschiedenheit, dass bei den Hypericineen die Verzweigung beidemale radial vor sich geht, während die Staubblätter von *Cajophora* zuerst beginnen sich tangential zu theilen, und die spätere Verzweigung radial vor sich geht.

Was die weitere Verzweigung der beiden Höcker betrifft, so verweise ich auf die Payer'schen Abbildungen, die überhaupt alle vollständig genau und richtig sind, bis auf die, wo er das Auftreten des von ihm vermutheten Hufeisens zeigt. Zu dieser Annahme ist er, wie aus dem Obigen leicht erhellt, durch die anfängliche Zweitheilung des fertilen Staubblattes gekommen. Er hat hier die Hälften zweier verschiedenen Phyllome für Theile eines Blattes, und ein dazwischen liegendes Phyllom für den mittleren Theil desselben gehalten.

Einen ähnlichen Irrthum finden wir bei seiner Entwicklung der Malvaceenblüte, wo er, wie Hofmeister¹⁾ nachweist, die verwachsenen Seitenränder je zweier Staubblätter für die Mediane eines solchen gehalten hat.

Um nun kurz die Resultate meiner Untersuchungen zu recapitulieren, so haben wir bei *Cajophora* nicht, wie Payer annimmt, nur einen Kreis von Staubblättern, die den Kelchblättern superponiert stehen, sondern es sind zwei Kreise da, von denen der äussere, durch die Stami-

¹⁾ Hofmeister, Allgem. Morphologie der Gewächse, pag. 505.

nodien gebildet, den Kelchblättern, der innere, aus den fertilen Staubfäden bestehend, den Blumenblättern superponiert steht.“

Aus dieser Schilderung Molly's scheint mir nur nicht ganz klar hervorzugehen, wo er die Grenzen zwischen dem inneren und äusseren Staminalkreise bei ihrem ersten Auftreten zieht. Nach seiner Ansicht gehörten die drei Theile der „Hufeisen“, die Krümmung und die Arme, drei verschiedenen Primordien an, und er lässt es völlig im Unklaren, wohin die beiden auf den Armen entstehenden Höcker zu rechnen sind, welche mit dem dazwischen stehenden dritten zu dem dreizähligen Nectarium verwachsen. Die Stamিনodien sollen auch nach ihm auf der Krümmung des Hufeisens hervorwachsen, die fertilen Staubgefässe jedoch auf den Armen desselben. Auf diesen Armen und nicht zwischen ihnen entstehen aber die seitlichen Zähne des Nectariums; die Grenze zwischen zwei Primordien müsste mithin über den Scheitel der langgestreckten Wülste gehen, welche Payer als Arme des Hufeisens bezeichnet.

Abgesehen von der Unwahrscheinlichkeit einer derartigen Entstehung widerspricht auch die wirkliche Entwicklung der Staminalkreise, wie ich gezeigt habe, dem entschieden; die „Hufeisen“ Payer's sind nur die Primordien des äusseren, sterilen Kreises, und sie sind nicht, wie Molly meint, aus Theilen dreier benachbarten Primordien gebildet. Ich habe im Gegensatz zu seiner Angabe Fig. 4 der Payer'schen Tafel mit meinen Beobachtungen völlig übereinstimmend gefunden; die eigenthümliche Hufeisenform der Primordien ist ganz richtig wiedergegeben.

Die Entwicklung der Blüte von *Scyphanthus* und *Blumenbachia* fand ich ganz so wie die von *Cajophora*; nur sind die ersten Ausbildungsstufen der Primordien nicht so deutlich differenziert und besonders ist die hufeisenförmige Bildung der äusseren weniger ausgesprochen. Das in der Oberansicht den Anblick eines Ringwalles bietende

Receptaculum der Blumenbachia wird zuerst radial gefurcht, sodass über den Kelchblättern fünf aus je drei flachen Wülsten gebildete Gruppen entstehen, aus denen sich der äussere sterile Staminalkreis wieder in der Weise entwickelt, dass aus den beiden seitlichen centrifugal Staminodien und die beiden äusseren Zähne des Nectariums, aus dem mittleren Hügel der innere Zahn desselben gebildet wird. Vor den Blumenblättern ist von Anfang an mehr Raum für die Anlage des inneren fertilen Kreises, und beide Kreise sind daher deutlicher gegen einander abgegrenzt, als es bei *Cajophora* der Fall war.

Die Verzweigung des inneren Kreises geht zwar auch centrifugal vor sich, aber die Primordien lassen eine primäre radiale Furchung nicht deutlich erkennen. Während bei *Cajophora* entsprechend der anfänglichen Zweitheilung der Glieder des fertilen Kreises zwei Staubgefässe zu innerst stehen, entwickelt sich bei *Blumenbachia* nur eins, darunter zwei oder drei, und nach aussen hin fortschreitend dicht gedrängt neue Stamina, wie es der Platz gestattet. Die Ausbildung der inneren Phyllome entspricht bei der ersteren einem paarig gefiederten, bei der letzteren einem unpaarig gefiederten Blatte.

Ich bemerke noch, dass ich bei *Blumenbachia Hieronymi* mehrfach im übrigen völlig normal gebildete vierzählige und sechszählige Blütenknospen beobachtete; in diesen Fällen war auch der normal aus fünf Carpiden gebildete Fruchtknoten aus vier resp. sechs Fruchtblättern zusammengesetzt. Es würde diese Erscheinung als analoge Entwicklung vielleicht zur Erklärung des vierzähligen Blütenbaues von *Klaprothia* herangezogen werden können.

Eine interessante Abweichung von der geschilderten Blütenentwicklung zeigt die Gattung *Loasa* selbst, und zwar in der Reihenfolge der Entstehung der beiden Staminalkreise. Diese Abweichung ist um so bemerkenswerther, als sie bei einer Gattung auftritt, welche unzweifelhaft so nahe verwandt mit den zuerst beschriebenen

ist, dass manche Systematiker wie Baillon sie zu einem Genus *Loasa* zusammenfassen. (Vergl. zu dem folgenden die Abbildungen Fig. 9—14). An dem halbkugelig gewölbten Receptaculum sprossen zuerst simultan die fünf Kelchblätter hervor, welche rasch wachsend über dem sich an der Spitze vertiefenden Blütenboden zusammenschliessen. Das Receptaculum zeigt zu dieser Zeit in der Oberansicht die Form eines Fünfecks, auf dessen vorspringenden Ecken die Blumenblätter entstehen. Vor den Petalis, alternierend mit den Sepalis, bilden sich darauf fünf flache Hervorwölbungen, welche bald einer radiäre Furchung zeigend, die Primordien des inneren Staminalkreises sind und zu den fertilen Staubgefässen heranwachsen. Entsprechend der Furchung entwickeln sich aus den Primordien zuerst nach innen zwei Höckerchen, von denen aber das eine das andere im Wachsthum überholt und sich nach innen schiebt, sodass es das innerste Glied des fertilen Kreises bildet; in genetisch absteigender Reihenfolge entstehen von innen nach aussen unter ihnen zahlreiche neue Staminalanlagen aus den Primordien. Gleichzeitig mit dem Sichtbarwerden der ersten Staubgefässe entsteht im Thale zwischen je zwei fertilen Primordien ein kleines Höckerchen, die erste Andeutung des äusseren sterilen Kreises, darauf seitlich von demselben zwei längliche Wülste, welche dicht dem Fusse der benachbarten Primordien des inneren Kreises angeschmiegt sind und der hufeisenartigen Bildung der sterilen Staminalanlagen bei *Cajophora* entsprechen. Aus ihnen differenzieren sich je zwei neue Höcker, welche über einander stehen; die inneren werden zu den Staminodien, die äusseren verwachsen mit den zuerst sichtbar gewordenen zum Nectarium.

Die Entwicklung des äusseren Staminalkreises ist hier also im Gegensatz zu der des inneren centripetal. Jedoch kommt es auch zuweilen vor, dass das Höckerchen, welches später den mittleren Theil des

Nectariums bildet, erst nach dem Auftreten der Seitenwülste sichtbar wird und auch der sterile Kreis sich centrifugal verzweigt. Die Unterdrückung dieses Kreises ist hier mithin noch weiter fortgeschritten, als bei den zuerst beschriebenen Gattungen; er wird nicht nur von dem fertilen Kreise im Wachsthum überholt und zurückgedrängt, wie bei jenen, sondern von vorneherein später angelegt. Die fernere Ausbildung der Organe der Blüte zeigt weiter nichts bemerkenswerthes, und stimmt ihr Bau völlig mit dem der Gattungsverwandten überein. Auch die Entwicklung der Blüte bei den untersuchten verwandten Arten, *Loasa tricolor*, *L. nitida*, *L. hispida*, schliesst sich völlig der von *L. vulcanica* an; die Verzweigung des fertilen Kreises zeigt nur bei den verschiedenen Species individuelle Verschiedenheiten, sodass ihr Blütendiagramm in der Anschlussfigur der fertilen Stamina kleine Abweichungen aufweist.

Die geschilderte Abweichung in der Reihenfolge der Entstehung der Glieder des Androeceums ist beweisend für das Vorhandensein zweier Staminalkreise, denn einmal zeigen sich die fertilen Stamina zuerst als einheitliche Hervorwölbungen („Primordien“) des Receptaculums, und zwischen ihnen in den Thälern entstehen nachher die sterilen als kleine Höcker; das andere Mal treten die sterilen Staubgefässe als ebenso einheitliche Protuberanzen auf und die fertilen wachsen, gleichzeitig mit der Vergrösserung des Blütenbodens, zwischen den Primordien des äusseren Kreises hervor. Die Glieder des zeitlich an zweiter Stelle auftretenden Kreises sind durch Mangel an Platz dann zuweilen so nahe an die des zuerst entstandenen herangedrängt, dass man zweifelhaft sein könnte, wohin sie zu rechnen wären, wenn nicht die in umgekehrtem Sinne erfolgende Entwicklung der beiden Staminalkreise bei den zuerst geschilderten Gattungen dafür eine Handhabe böte, welchem von den beiden Kreisen sie zuzuweisen sind. Wie bei *Cajophora* und *Blumenbachia* die

Glieder des später auftretenden inneren Kreises an die des äusseren gedrängt erscheinen, so hier bei *Loasa* die des äusseren an den zuerst erscheinenden inneren.

Wir haben es demnach bei der Gattung *Loasa* im weiteren Sinne mit Pflanzen zu thun, bei denen das Androeceum aus fünf äusseren, episepalen, verzweigten Staminodialgliedern und fünf inneren, epipetalen, ebenfalls durch Verzweigung entstandenen fertilen Staminalgruppen gebildet wird. Bei *Cajophora*, *Blumenbachia* und *Scyphanthus* entwickeln sich zuerst die fünf äusseren Staminalanlagen, welche zu Staminodien und Nectarium werden, und erst an zweiter Stelle die der fertilen Staubgefässe, welche aus Primordien entstehen, die schon bei ihrem ersten Erscheinen eine Verzweigung in radialer Richtung erkennen lassen. Bei *Loasa* selbst geht die Entwicklung in umgekehrter Reihenfolge vor sich. Es zeigen sich die Primordien des fertilen Kreises zuerst, deren erste Verzweigung in radialer Richtung bei *L. vulcanica* schon weniger deutlich ist und zuweilen ganz durch eine tangentiale ersetzt wird.

Neben dieser Entstehung des Androeceums zwingt aber auch die entgegengesetzte Richtung, in der die Verzweigung der Glieder der beiden Staminalkreise bei *Loasa* erfolgt, dazu, die Glieder des Androeceums in zehn Gruppen zu sondern. Denn wenn die Verzweigung des sterilen äusseren Kreises auch nicht immer centripetal, sondern hin und wieder auch gleich dem inneren centrifugal erfolgen kann, wie ich schon oben bemerkte, so spricht doch die Thatsache, dass überhaupt innerhalb des Androeceums die Ausbildung von fünf Gliedern an fünf Punkten centrifugal, an fünf anderen Punkten centripetal vor sich gehen kann, mit zwingender Gewalt für die Entstehung des Androeceums aus zehn Primordien, zumal diese zehn durch ihre verschiedene Entwicklungsweise charakterisierten Gruppen genau den Punkten entsprechen, wo bei einfachem Blütenbau die fünf Kelch- und die fünf Kronstamina zu suchen wären.

Für diese Art des Aufbaues des Androeceums aus zwei Primordialkreisen fällt dann auch noch der Verlauf und Ansatz der Gefässbündel in der Blüte ins Gewicht. Bei den von mir untersuchten Species lassen sich zweierlei Weisen des Strangverlaufes unterscheiden. Die eine, welche bei *Loasa tricolor* und *L. nitida* beobachtet wurde, ist für die Deutung des Androeceums nichtssagend, weil ein bestimmter Zusammenhang zwischen den Staubblattspuren und den zwei Kreisen des Androeceums nicht vorhanden ist. Die andere, welche bei *Scyphantus* am deutlichsten ausgebildet ist, zeigt jedoch in ausgeprägter Weise das Verhältniss der Primordialspreu zu den Hauptsträngen der Blütenachse. Der Gefässbündelverlauf ist bei den besprochenen Arten der folgende:

Im Blütenstiel laufen zehn Bündel abwärts, welche sich mit den Spursträngen der obersten Blätter vereinigen. An sie setzen sich beim Eintritt in die Blüte zunächst die Stränge der Placenten an, darauf die zahlreichen kleinen Bündel, welche in der Wandung des Fruchtknotens verlaufen und einen inneren, schwächeren Gefässbündelkreis bilden. Unmittelbar unterhalb der Insertion von Kelch- und Blumenblättern anastomosieren die zehn Hauptstränge alle untereinander, so dass ein durch Gürtel verbundenes Strangsystem vorhanden ist, aus dem zuerst die Bündel für Sepala und Petala austreten. Bei *Loasa tricolor* und *L. nitida* verschmelzen darauf die zahlreichen Stränge der Staminalkreise mit den gürtelförmig verlaufenden Anastomosen der Spuren in der Achse.

Cajophora bildet den Übergang zu der zweiten Art des Ansatzes der Staminalspuren. Aus dem episepalen Staminalkreise biegen bei ihr drei gesonderte Stränge, aus dem innern zahlreiche Spuren heraus.

Bei *Loasa vulcanica* und *L. hispida* ist der zweite Typus des Strangverlaufes vorhanden; aus dem Androeceum treten die Stränge deutlich in zwei getrennten Stranggruppen zusammen heraus. Die Spuren des fertilen

Kreises bilden hier zweireilig gestellte Gruppen, welche in zwei Colonnen nach aussen weichen und sich mit jedem Flügel an einen Hauptstrang des Gürtelsystemes anlehnen (cfr. Fig. VII). Zwischen je zwei solchen Gruppen verlaufen drei Spuren für das Nectarium; die Staminodialsuren setzen sich an die beiden seitlichen Nectariumstränge an, um sich gemeinschaftlich mit denselben an fünf Hauptstränge anzuschliessen. Ähnlich, nur noch deutlicher, ist der Vorgang bei *Scyphanthus*; die fünf Spurstränge einer Gruppe des sterilen Kreises verschmelzen mit fünf Strängen des Blütenstiels, und die zahlreichen Bündel des fertilen legen sich gleichfalls gruppenförmig an die fünf anderen, welche mit den ersteren alternieren (cfr. Fig. VIII).

Göbel¹⁾ hat die Entwicklung der Blüte von *Loasatricolor* und *L. vulcanica* in seiner Arbeit „Über die Anordnung der Staubgefässe in einigen Blüten“ thatsächlich in derselben Weise beobachtet wie ich, aber abgesehen von dem principiell abweichenden Standpunkte, auf dem er bezüglich der verzweigten Staubgefässe steht und der noch weiter unten besprochen werden wird. Er schreibt:

„Die Entwicklung verläuft im ganzen und grossen ähnlich der von *Cajophora*, nur sind die dort sich findenden Eigenthümlichkeiten nicht so scharf ausgeprägt und treten einige neue hinzu. Nach Anlegung der Blumenblätter wölbt sich der Blütenboden vor denselben hervor, und gleichzeitig sieht man in diesen Vorsprüngen eine wenig tiefe Furche, während sich vor den Kelchblättern jeweils eine Einsattelung befindet. Jene Furchen auf den Vorsprüngen des Blütenbodens vor den Kronenblättern sind aber keine Trennungslinien, sie sind später kaum noch als schwache Einsenkungen wahrnehmbar. Vor der Mitte der Petala, oben auf den vor ihnen gelegenen Blütenachsenvorsprüngen tritt nun je ein Stamen auf, also im ganzen

¹⁾ Göbel, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Botan. Zeitung 1882 Nr. 22—25.

fünf. An diese Stamina anschliessend entwickelt sich auf jedem der Höcker eine Gruppe von Staubblättern, deren Anschlussfigur durch Fig. 35 repräsentiert wird, eine Anschlussform, die ganz übereinstimmt z. B. mit der für die epipetalen Staminalgruppen von *Potentilla fruticosa* oben nachgewiesenen. Zwischen den ersten Staubgefässen und etwas tiefer als dieselben treten zwei Anlagen auf, die von Anfang an kleiner sind als die Staminalanlagen, es sind dies die Anlagen der oberen Staminodien. Unter denselben finden sich in jedem der vor den Kelchblättern stehenden Thäler des Blütenbodens noch zwei an die benachbarten Staminalgruppen anschliessende Staminodialanlagen, und vor den Blumenblättern die zum Schüppchen werdende Staminodialanlage, die letztere eilt den beiden über ihr stehenden Anlagen indess öfter voraus, d. h. ist früher sichtbar als die ersteren, was hier, wo man es mit rückgebildeten Organen zu thun hat, ohnehin nicht befremden kann. Statt der einzelnen ersten fünf Höcker, wie sie oben beschrieben wurden, können an einzelnen Stellen auch zwei auftreten, und noch häufiger ist dies der Fall von *L. vulcanica*, welche übrigens andere Anschlussfiguren zeigt, als *L. tricolor*. Es nähert sich dieser Fall dann offenbar dem von *Cajophora*, wenigstens betreffs der Anschlussfigur. Die zeitliche Entstehungsfolge ist eine andere, da hier zuerst Staubblattanlagen, bei *Cajophora* Staminodialanlagen entstehen. Wir denken uns also nach dem Obigen das Diagramm der Loasaceen dadurch entstanden, dass an minder begünstigten Stellen der Blütenachse eine Anzahl von Staubblattanlagen verkümmerte, eine andere sich zu Staminodien gestaltete, die Anordnung der übrigen aber auf dieselben Vorgänge zurückzuführen sei, wie sie oben für die Rosaceen eingehend geschildert wurden.“

Die Blütenentwicklung von *Bartonia* und *Mentzelia* weicht nach Payer's Ansicht ¹⁾ so bedeutend von derjenigen ab, welche bei *Cajophora* stattfindet, dass ihm die Zusammengehörigkeit beider zur selben Familie fast zweifelhaft wird. Molly ²⁾ scheinen die Differenzen in der Entwicklung beider keineswegs so gross zu sein, besonders wenn der Nachweis gelingen sollte, dass die zahlreichen Staubgefässkreise, nach Payer's Beobachtung, Verzweigungen zweier Primordialkreise darstellten. Auch Eichler ³⁾ neigt sich der Ansicht zu, dass zwei miteinander alternierende Staminalkreise vorhanden sind; allerdings müsste dann das *Dédoublement* congenital sein und die Primordien so abgeflacht auftreten, dass sie als differenzierte Partien des Blütenbodens nicht mehr zu erkennen sind. Ich fand in Übereinstimmung mit Payer den Entwicklungsgang bei *Mentzelia* in folgender Weise:

Auf dem im Gegensatz zu *Cajophora* und *Loasa* durch intercalares Wachsthum sich abflachenden und vertiefenden Blütenboden sprossen zunächst die fünf Kelchblätter hervor, die allen später angelegten Organen in der Ausbildung vorausseilend und sie an Grösse übertreffend, das Receptaculum überdecken. Ihnen folgen alternierend die fünf Blumenblätter; unter denselben, den Kelchblättern opponiert, zeigen sich darauf fünf Protuberanzen, welche zu fünf äussersten Staubgefässen heranwachsen. Nach innen treten dicht unter ihnen und zwar zu beiden Seiten eines jeden je zwei neue Höcker auf, darunter drei oder fünf, und nach dem Grunde des Blütenbodens zu in centripetaler Entwicklung immer neue Staminalanlagen in unbestimmter Anzahl, wie es der Platz gestattet, in der Weise, dass die jüngeren immer die Lücken zwischen und unter zwei älteren Staubgefässen ausfüllen. Bei *Eucnide* und *Bartonia Wrightii* ist die Entwicklung ganz ebenso, nur bilden sich

¹⁾ Payer l. c. pag. 390.

²⁾ Molly l. c. pag. 24.

³⁾ Eichler l. c. pag. 450.

bei *Bartonia* die zuerst auftretenden genau episepalen Höcker zu petaloiden Staminodien aus.

Die ganze Anlage und Entstehung des Androeceums hat die grösste Ähnlichkeit mit dem analogen Vorgange im Hypanthium der Rosaceen. Für das Vorhandensein eines zweiten, epipetalen Staminalkreises bietet der Entwicklungsvorgang bei den untersuchten Gattungen mithin keinen Anhalt. Aber auch Payer's Ansicht, nach dem zahlreiche Staubblattkreise da sind, scheint mir mit dem Blütenbau der übrigen Loasaceen schwer vereinbar. Am nächsten liegt es wohl noch, das ganze Androeceum durch Verzweigung aus fünf alternipetalen Primordien hervorgegangen zu denken. Dafür spricht die Thatsache, dass die zuerst entstandenen Staminalhöckerchen in wohl charakterisierten, den Sepalis superponierten Gruppen entstehen, zwischen denen keine Staubgefässe entwickelt werden, trotzdem es der Platz des Blütenbodens gestatten würde; erst weiter abwärts im Grunde des Hypanthium treten die Gruppen der Stamina so dicht zu geschlossenen Kreisen zusammen, dass eine Trennung derselben in einzelne Gruppen unmöglich wird. Im Gegensatz zu den typischen Loasaceen ist hier also nur der äussere Kreis entwickelt und der innere unterdrückt; in Folge dessen konnten sich die Glieder des ersteren gleichmässig auf dem Blütenboden vertheilen. Ob bei andern Species von *Mentzelia*, bei welchen nach Eichler's Angabe¹⁾ auch die innersten Staubgefässe in Bündeln zusammen stehen, ein Nachweis eines inneren Staminalkreises möglich wäre, lasse ich dahingestellt; leider stand mir kein Material für eine derartige Untersuchung zu Gebote.

Jedenfalls hat der Gefässbündelverlauf in der Blüte bei den von mir untersuchten Pflanzen weder für die Annahme eines noch zweier Kreise einen entscheidenden Werth. Denn aus jedem Staubgefäss tritt ein Fibrovasal-

¹⁾ Eichler l. c. pag. 450.

strang in das Receptaculum und vereinigt sich mit den durch Anastomosen gürtelförmig verbundenen Bündeln der Blütenachse; ein bestimmtes Verhältniss der Staminallstränge zu den letztgenannten oder auch nur ein Zusammentreten in Gruppen findet nicht statt.

Bei *Gronovia scandens* ist entsprechend dem einfachen Bau der Blüte die Entwicklung eine sehr einfache. An den Seiten des zuerst flach konischen Receptaculums entstehen zunächst die Kelchblätter, welche rasch wachsen, während der Blütenboden sich abflacht und vertieft. Vor den Sepalis wachsen darauf die kräftigen Staminalhöcker heraus, während die Anlagen der Petala erst kurz nach dem Auftreten derselben interponiert werden und stets in der Entwicklung hinter ihnen zurückbleiben, wie es ähnlich bei *Cyclamen*, bei *Onagraceen*, *Ampelideen* und *Rhamnaceen* angegeben wird.¹⁾ — Die Entwicklung des epigynen Discus bei dieser Gattung, welcher sich dann zeigt, wurde darauf hin verfolgt, ob seine Ausbildung Anhaltspunkte für die Annahme böte, in ihm einen verkümmerten epipetalen Staminalkreis zu sehen. Die Bildung desselben lässt jedoch eine solche Ansicht nicht als gerechtfertigt erscheinen; er zeigt niemals im Laufe der Entwicklung eine Furchung oder Erhebungen, welche auf ein Verwachsen von Staminalanlagen hindeuten würden. Er bietet von Anfang an den Anblick eines geschlossenen Ringwalles, welcher das Gynaeceum wulstartig umgiebt.

Auch in der Ausbildung des Fruchtknotens deutet nichts darauf hin, was zu der Annahme führen könnte, mehr als ein Fruchtblatt für seinen Aufbau anzunehmen; Suturen oder andere Andeutungen mehrerer Carpelle finden sich nicht.

Der Strangverlauf in der Blüte von *Gronovia* ist der folgende: Im unteren Theile der Blütenachse verlaufen

¹⁾ Göbel l. c. pag. 293 und 295.

zehn Gefässbündel abwärts; unter der Insertionsstelle der Sepala und Petala anastomosieren diese Stränge unter einander, und fünf treten darauf in die Petala aus. An die anderen fünf Blattspuren, welche mit denen der Blumenblätter alternieren, legen sich dann die fünf Stränge der fünf Stamina, während jene selbst als die Medianstränge in die Kelchblätter treten. Die beiden Lateralstränge der Sepala vereinigen sich mit den beiden benachbarten Blumenblattbündeln in der Weise, dass jede Blumenblattspur die beiden ihr zugewandten Seitenstränge zweier Kelchblätter erhält. Es geht aus diesem Verlauf der Fibrovasalstränge hervor, dass auch anatomisch sich keine Anhaltspunkte für einen inneren Staubblattkreis ergeben.

Wenn man mit Eichler den diplostemonischen Blütenbau als den Typus der Loasaceen ansieht, wie er in diesem Falle bei *Acrolasia* rein auftritt, so ist die weitere Entwicklung des Androeceums in dieser Familie nach zwei Richtungen hin erfolgt. Auf der einen Seite ist die Tendenz vorhanden, den äusseren Kreis zu unterdrücken, und in der Gattung *Loasa* am weitesten durchgeführt, wo er erst nach dem inneren erscheint; auf der anderen Seite geht die Richtung der Entwicklung auf Unterdrückung des inneren Kreises, die bei *Gronovia*, *Mentzelia* und den Gattungsverwandten völlig durchgeführt scheint. Die Genera *Sclerothrix* und *Klaprothia* würden Übergangsstufen im Laufe dieser Ausbildung der Staminalkreise bilden. Die eintretende Verarmung des Androeceums wird in beiden Fällen des Entwicklungsganges durch die Verzweigung des erhalten gebliebenen Kreises auszugleichen gesucht, wobei die Ausbildung des episepalen Kreises bei *Loasa* und ihren Verwandten als Nectarium von Bedeutung für das Leben der Pflanze ist, und als die rudimentäre Erhaltung des Kelchkreises begünstigend in Betracht gezogen werden muss.

In der vorhin schon genannten Arbeit hat Göbel zunächst das Androeceum einiger Rosaceen zum Gegenstand eines eingehenden Studiums gemacht; daneben zieht er die Loasaceen und eine Reihe anderer Familien zur Begründung seiner Theorie über die sogenannten verzweigten Staubgefäße heran, einer Theorie, welche wohl geeignet ist, eine völlige Revolution in der Morphologie der Blüte hervorzurufen, wenn ihre Richtigkeit bewiesen werden sollte. Auch in seinem neuen umfangreicheren Werke „Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane“ steht er im wesentlichen auf seinem früheren Standpunkte, wenn er denselben auch hin und wieder modificiert zu haben scheint.

Nach Göbel's¹⁾ Ansicht kann man nur dann von Verzweigung des Androeceums sprechen, wenn man dieselbe entwicklungsgeschichtlich nachweisen kann; man kann sich dieser Ansicht gewiss anschliessen, wenn man den Ausdruck „entwicklungsgeschichtlich“ nicht zu eng ontogenetisch fast. Das vergleichende Studium der Ontogenesis verwandter Arten und Gattungen würde es nach meiner Meinung auch eventuell gestatten, in phylogenetischem Sinne von congenitalem Dédoublement selbst dann zu sprechen, wenn man es im concreten Falle wie bei manchen Myrtaceen nicht nachweisen kann. — Das Auftreten einer Mehrzahl von Staubgefäßen an Stelle weniger im Androeceum vieler Familien soll nach Göbel in erster Linie jedoch nicht auf Verzweigung beruhen, sondern eine rein mechanische Frage des Platzes sein; es werden überall da Staminalanlagen entwickelt, wo es der Raum des Blütenbodens gestattet. Als Beweis für seine Theorie führt Göbel, wie erwähnt, zunächst den Bau der Androeceen einiger Rosaceen an; ohne auf diese Frage eingehen zu wollen, muss ich ihm jedoch das Recht, auch die Loasa-

¹⁾ Göbel, „Vergl. Entwicklungsgesch. der Pflanzenorgane“ in Schenk's Handbuch d. Botanik. Breslau 1884. pag. 300.

ceen¹⁾ als Stütze der Richtigkeit seiner Ansicht heranzuziehen, bestreiten; denn die schon früher angeführten Thatsachen lassen nur die Entstehung verzweigter Staubgefässe aus zehn Primordien als Erklärung des Baues des Androeceums zu. Nach Göbel sind jedoch die Hervorragungen auf dem Receptaculum der Loasaceen und Hypericineen, welche als Primordien bezeichnet werden und aus dem die einzelnen Stamina durch Verzweigung hervorgehen, nur begünstigte Partien des Blütenbodens, weil auch zwischen ihnen Staminalanlagen auftreten: „Bei anderen Hypericineen, wie *Brathys prolifica*, ist nun aber der Vorgang der, dass die Blütenachse ebenfalls fünf über den Petalis stehende, durch Vertiefungen von einander getrennte Primordien bildet, allein die Staubblätter treten auf jenen Erhöhungen zwar vorzugsweise, d. h. zuerst, aber nicht ausschliesslich auf, sondern auch in den Thälern der Blütenachse findet Staubblattbildung statt. Und ähnliches gilt z. B. für die Loasaceen. Demgemäss können wir auch jene „Primordien“ auch anders, d. h. nicht als Staubblattanlagen, betrachten, die dann auf ihrem Rücken Auszweigungen, die zu Theilstaubblättern werden, producieren, sondern bezeichnen sie nur als Stellen der Blütenachse, an denen die Staubblattbildung bei manchen Hypericineen localisiert ist, und zwar bei Formen, die man als verarmte bezeichnen könnte etc.“

Die Entwicklung des Androeceum von *Loasa vulcanica* zeigt nun die grösste Ähnlichkeit zwar einerseits mit dem von *Brathys* und *Androsaemum*,²⁾ andererseits aber auch mit dem von *Tilia americana*³⁾ und von *T. ulmifolia*, bei welcher Göbel die Verzweigung des Androeceums zugiebt und die Entstehung desselben folgendermassen schildert⁴⁾:

¹⁾ Göbel, l. c. pag. 302.

²⁾ Payer, l. c. pl. I.

³⁾ Payer, l. c. pl. 4.

⁴⁾ Göbel, l. c. pag. 302.

„Die Blüten sind fünfzählig; nach dem Auftreten der fünf Blumenblattanlagen wird der gewölbte Blütenvegetationspunkt durch fünf über die Kelchblätter fallende Furchen in fünf Partien abgegrenzt: die Anlagen („Primordien“) ebensovieler sich später verzweigender Staubblätter. Die Verzweigung erfolgt hier an den Rändern dieser Staubblattanlagen, und zwar in absteigender Reihenfolge, später aber tritt auch vor den Kelchblättern, also zwischen den oben erwähnten Primordien, eine Staubblattanlage auf, die sich ebenfalls verzweigen kann.“ Wie man sieht ist die Entwicklung der Androeceen hier genau dieselbe wie bei *Loasa*. Einen Grund, warum Göbel nun einmal Verzweigung der Staubblätter annimmt und das andere Mal nicht, kann ich bei der völligen Gleichwerthigkeit der entsprechenden Organanlagen bei den erwähnten Familien nicht auffinden. Es kommt bei den Loasaceen nun noch hinzu, dass bei *Cajophora*, *Blumenbachia* und *Syphantus* an Stelle des inneren fertilen Kreises zuerst der äussere sterile ebenso deutlich aus fünf einheitlichen Primordien hervorgeht, welche den Kelchblättern opponiert genau an Stelle der Furchen, der im Wachsthum zurückbleibenden Partien des Blütenbodens bei *Loasa*, stehen, in denen bei der letzteren die Staminodien angelegt werden. Daraus geht hervor, dass bei den genannten Loasaceen-Gattungen zwei Kreise von 2×5 Primordien in der Anlage vorhanden sind, von denen nur der später auftretende Wirtel sich wegen Mangel an Raum nicht so einheitlich herausheben kann, als der zuerst hervorsprossende.

Die Entstehung des Androeceums bei den Loasaceen spricht schliesslich noch entschieden gegen die Göbel'sche Ansicht, dass die Entwicklung der Staubgefässanlagen in erster Linie von den Raumverhältnissen der Blüte abhängig wäre. Die Entwicklungsgeschichte der Blüte der Loasaceen lehrt dagegen, dass einmal bei *Cajophora* der äussere Kreis in Gestalt von 5 Primordien auftritt, das

andere Mal bei *Loasa* der innere, ohne dass die Raumfrage dabei den geringsten Einfluss ausübte. Wenn dieselbe die entscheidende wäre, müsste bei der gleichen Ausbildung des *Receptaculum*s stets zuerst der eine, den *Petalis* superponierte Kreis entstehen, welcher räumlich der begünstigte ist, wie es bei *Loasa* auch der Fall ist. Wenn trotz der ungünstigen Lage aber bei *Cajophora* der äussere Kreis zuerst erscheint, ist man gezwungen, a priori gegebene Beanlagung und Vererbung an Stelle der mechanischen Raumfrage zur Erklärung heranzuziehen. Die Raumfrage spielt nach meinen Untersuchungen lediglich in den einzelnen Primordien eine Rolle, hier treten die Verzweigungen überall da auf, wo sie Raum zur Entwicklung finden; die Stellung der Primordien aber wird stets in erster Linie durch die Vererbung bedingt.



Erklärung der Tafel.

- Fig. 1. Schema des Strangverlaufs von Blumenbachia Hieronymi.
Fig. 2. dgl. von Loasa tricolor.
Fig. 3. dgl. von Loasa nitida.
Fig. 4. dgl. von Loasa vulcanica.
Fig. 5. dgl. von Loasa hispida.
Fig. 6. dgl. von Gronovia scandens.
Fig. 7. Schema des Ansatzes der Staminalstränge an die zehn Hauptstränge der Blüte bei L. vulcanica und L. hispida.
Fig. 8. dgl. bei Scyphantus elegans.
Fig. 9—14. Entwicklungsstufen in der Entstehung des Androeceums von Loasa vulcanica. Vergrößerung 80fach.
-

S. Sepala, P. Petala, a. St. äusserer Staminalkreis, i. St. innerer Staminalkreis.



